植 物 分 类 学 报 28 (3): 223—227 (1990)
Acta Phytotaxonomica Sinica

知母的胚胎学研究*

陈祖铿　　王伏雄　　李芝莉
（中国科学院植物研究所，北京 100044）

INVESTIGATION ON EMBRYOLOGY OF *ANEMARRHENA ASPHODELOIDES*

CHEN ZU-KENG　WANG FU-HSIUNG　LI ZHI-LI
(*Institute of Botany, Academia Sinica. Beijing* 100044)

Abstract *Anemarrhena asphodeloides* Bunge is the only species of *Anemarrhena* in Liliaceae, which possesses three stamens. The flowers in this species have following features: (1) Crystalliferous cells are present in the perianth and the filament. (2) Epidermal cells of filaments and the inner perianth appears verruciform. (3) In longitudinal section, a number of the multicellular hairs were found in the apex of the inner perianth. The above characteristics of *Anemarrhena* are possibly important and differ from those of t he other genera in Liliaceae.

The main aim of the present paper is to deal with the female gametophyte and embryogenesis in *Anemarrhena*. The development of e bryo sac is similar to that of *Ornithogalum* (Tilton et al., 1981), belonging to the Polygonum type, but there is a short embryo sac haustorium at the antipodal end. Before fertilization the two polar muclei fuse into a secondary nucleus. The filiform apparatus was found in the synergid.

The early development of proembryo in *Anemarrhena* is similar to that of *Najas* (Hu, 1982). After fertilization the zygote has a short stage of dormancy. When the endosperm has 12—16 free nuclei, the first division of the zygote takes place, forming an apical cell and a basal cell. Then the apical cell undergoes transversal divisions 2 or 3 times, forming a line of three to four cells. The basal cell usually does not further divide.

The endosperm formation in *Anemarrhena* is the Helobial type. The small chalazal chamber is usually ephemeral and 2—4-nucleate, w'ile the large micropylar one may be a multinucleate before wall formation.

Key words *Anemarrhena asphodeloides*; embryogenesis; embryo sac; endosperm; Pollen

摘要 知母（*Anemarrhena asphodeloides* Bunge）为百合科的一个单种属，雄蕊三枚，小孢子母细胞分裂为连续型，成熟花粉含 2 个细胞；蓼型胚囊，具反足吸器；胚乳发育属沼生目型；合子在 12—16 个胚乳游离核阶段进行第一次分裂。胚珠倒生，厚珠心。两轮花被；花丝和药隔等组织中，星散分布着明显的晶束细胞。

关键词 知母；胚胎发生；花粉；胚囊；胚乳

---

* 国家自然科学基金资助项目。

引言

恩格勒系统将百合科分为24族，知母属归于吊兰族。染色体数目比较特殊，2n=22（李林初等，1983）。胚胎学资料尚属空白，目前，除了作者报道过知母绒毡层结构与功能，以及雄配子体发育外（陈祖铿等，1988），在其生殖生物学方面，未见其他报道。

材料与方法

研究材料从1984—1988年采自中国科学院北京植物园。除部分材料进行半薄切片和超薄切片外，大部材料固定于FAA和Carnoy固定液中，并以常规方法进行石蜡制片和观察。

观察与结果

知母为多年生草本植物，具总状花序，2—6朵花成一簇散生在花序轴上。花被片6枚，分内外两轮排列，内轮3枚花被片与3枚雄蕊对生。本文将扼要而全面地介绍知母的胚胎学研究资料。

（一）知母花的结构特征

百合科植物一般为两性花，雄蕊6枚；但知母雄蕊数目特殊，为3枚，花丝基部与内轮花被贴生。有趣的是，与柱头相对的花被，着生大量内向的多细胞花被毛（图版1:2）。在花被、花丝和药隔组织中，星散分布许多单个分离的晶束细胞，这种细胞较长，有时达近邻15个细胞之长。此外，内轮花被和花丝的表皮细胞呈疣状突起（图版1:3）。上述是知母花结构的明显特征（图版1:1）。

（二）花药结构与小孢子发生

花药4室，具1层表皮、2—3层中层细胞和1层腺型绒毡层。绒毡层的细微结构与功能，作者已作过详细报道（陈祖铿等，1988）。当花药中产生小孢子母细胞时，胚珠原

表1 花药绒毡层与小孢子母细胞发育的时间关系

Table 1 Time relationship between the tapetum and development of microspore mother cells

绒毡层 tapetum	小孢子发生 microsporogenesis	胚囊发生 ontogeny of embryo sac
多核细胞 multinucleate cell	小孢子母细胞 microspore mother cell	孢原细胞 archesporial cell
乌氏体大量形成 formation of Ubisch bodies	减数分裂 meiosis	大孢子母细胞 megaspore mother cell
绒毡层细胞开始解体 degeneration of tapetal cell beginning	小孢子 microspore	大孢子四分体 tetrad of megaspores
核、质大部分解体 disorganization of nucleus and cytoplasm in tapetal cell	2-细胞花粉 2-celled pollen grain	成熟胚囊 mature embryo sac
花粉鞘形成并转移 formation and transference of pollenkitt	传粉 pollination	

基刚刚形成，所以，雌雄性母细胞的发生时期相差很远，小孢子母细胞的发生远远早于大孢子母细胞。

雄蕊原基 3 枚，每枚花丝形成后，生长缓慢，但花药却迅速生长并显著延长。表 1 简单说明花药绒毡层与小孢子母细胞发育的关系。

知母小孢子母细胞的分裂属连续型（图版 1:4），图版 1:5 示即将进行减数分裂的小孢子母细胞，这时核仁数目较多，一般为 3—4 个核仁。在减数分裂早前期，小孢子母细胞的纤维素壁首先解体，同时伴以胼胝质壁的迅速产生和增厚，在这个过程中，尚未完全分离的小孢子母细胞之间，往往有一些胞质通道相连，此时小孢子母细胞的周缘胼胝质壁虽然很厚，但通道之处乃无胼胝质沉积，一直到小孢子母细胞完全分离之后。这时，小孢子母细胞由具单核仁转变成具多核仁的状态，紧接很快进行减数分裂 I 和 II。小孢子形成后，发生大量败育现象。花粉在 2-细胞阶段成熟。

（三）**胚珠结构与胚囊发育**

知母为倒生胚珠，厚珠心，双珠被(图版 2: 10—12)。大孢子母细胞形成时，珠孔端覆有 4 层周缘细胞。减数分裂后形成单列线形排列的四分大孢子（图版 2: 13—14)，珠孔端 3 个大孢子很快退化，合点端大孢子迅速增大并延长。这时，内外珠被与珠心的顶部基本处于同一水平线上。图版 2: 6—9 示大孢子分裂形成 2—8 核胚囊的过程。4-核胚囊形成后，胚囊结构发生明显的极性现象，在胚囊的反足细胞一端形成指状突出的吸器，反足细胞分布在指状突起的末端(图版2: 16—18)。极核形成后合并成次生核。助细胞具有明显的丝状器结构。成熟胚囊属蓼型结构。有时，可以看到孪生胚囊。

（四）**胚与胚乳发育**

（1）**胚**：知母双受精之后，合子有一短暂的休眠期。当胚乳游离核达到 12—16 核时，合子进行第一次横向分裂(图版 1:6)，形成 1 个顶细胞和 1 个基细胞，后者形成后体积迅速增大(图版 1: 7)；偶尔情况下，它甚至可以进行一次纵向分裂，产生 2 个并列的基细胞。与此同时，顶细胞也进行 1—2 次横向分裂，结果形成一串 2—4 个细胞。上述知母的早期原胚发育颇像裂叶茨藻的情况(胡适宜，1982)。图版 1:8—9 示种子接近成熟时，它们乃处于幼胚发育阶段。

（2）**胚乳**：知母胚乳发育属沼生目型，初生胚乳核第一次分裂的结果，形成 1 个合点端的小室和 1 个珠孔端的大室。小室最终具 2—4 个核，但大室的游离核数目很多。

讨 论 与 结 论

目前，百合科植物已被广泛用作植物形态、胚胎、解剖和细胞学研究材料。在植物生殖生物学领域，其雄配子体发育虽有大量文献资料（Heslop-Harrison, et al. 1969; Tilton, et al. 1981; Willemse, 1981; Nakamura, et al. 1985; Southworth, 1985; Schroder, 1985a, 1985b, 1986; Pierson, et al. 1986)，但是，植物胚胎学方面的实际工作尚少，特别是中国珍稀濒危和重要经济植物，急需加强研究。

知母除花的结构特殊外，其雄配子体发育也有二个显著特点：一是生殖细胞为脂体所包围；二是生殖细胞中没有质体和线粒体分布，因此它的质体遗传属于单亲、母本遗传类型。上述情况作者已有专题报道，这里不再赘述(陈祖铿等，1988)。

本文企图着重就雌配子体发育和胚胎发生进行讨论。知母的胚囊发育基本上类似于虎眼万年青属(*Ornithogalum*)和沿阶草属(*Ophiopogon*),为厚珠心、蓼型胚囊，助细胞具明显的丝状器 (Tilton, et al., 1981;李 平等,1988)。但其胚囊结构有它自己的特点,反足细胞充满于胚囊的指状突起一端,这种结构犹如黄花狸藻 (*Utricularia flexuosa*) 的胚囊,其狭的下端被包藏在合点区(胡适宜,1982)。经 PAS 染色反应表明，此区多糖成分比较丰富。此外,有时在同一胚珠中,发现有孪生胚囊。

知母的早期原胚发育,类似于裂叶茨藻 (*Najas lacerata*)，合子经三次有丝分裂后，形成一串 4 个细胞,但基细胞一般不分裂，并逐渐扩大，显然不同于顶细胞的子代(胡适宜,1982)。其子叶分化与起源尚待进一步观察。百合科植物胚乳发育的普遍情况是沼生目型,合点端的小室是短命的,具 2—4 个核,知母和 Y 蕊花(赵 桦等，1988)也是如此。但在 *Asphodelus*，合点端的小室在胚胎发育中可宿存；在 *Blandfordia* 和独尾草属 *Eremurus*，合点端的小室可产生 32 个胚乳游离核 (Davis, 1966)。

参 考 文 献

[1] 陈祖铿、王伏雄、周馥，1988: 知母绒毡层和乌氏体细微结构的研究,植物学报，**30**(1): 1—5。

[2] 陈祖铿、周馥、王伏雄，1988: 知母雄配子体发育的研究,植物学报，**30**(6): 551—555。

[3] 李平、郑学经、黄旭，1987: 麦冬的胚胎学研究,四川大学学报(自然科学版)，(4): 1—8。

[4] 李林初、徐炳声，1983: 知母染色体核型的研究,植物分类学报，**21**(4): 445—448。

[5] 胡适宜，1982: 被子植物胚胎学,人民教育出版社。

[6] 赵桦、郑学经，1988: Y 蕊花的双受精及胚和胚乳发育的初步观察,植物学报，**30**: 347—351。

[7] Davis, G. L., 1966: Systematic embryology of the angiosperms. Wiley, New York.

[8] Heslop-Harrison, J. and Dickinson, H. G., 1969: Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in Lilium. *Planta*, **84**: 199—214.

[9] Johri, B. M., 1984: Embryology of angiosperms. Springer-Verlag, Berlin.

[10] Nakamura, S. and Miki-Hirosige, H., 1985: Fine-structural study on the formation of the generative cell wall and intine——3 layer in a growing pollen grain of Lilium longiforum. *Amer. J. Bot.*, **72**(3): 365—375.

[11] Pierson, E. S., Willekens, P. G. M., Macssen, M., and Helsper, J. P. F. G., 1986: The effect of lectins on germinating pollen of Lilium longiforum. I. Effect on pollen germination, pollen tube growth and organization of microfilaments. *Acta Bot. Neerl.*, **35**(3): 249—256.

[12] Schroder, M. B., 1985a: Ultrastructural studies on plastids of generative and vegetative cells in the family Liliaceae. 2. Fritillaria imperialis and F. meleagris. *Biol. Zbl.*, **104**: 21—27.

[13] ———— 1985b: Ultrastructural studies on plastids of generative and vegetative cells in the family Liliaceae. 3. Plastid distribution during the pollen development in Gasteria verrucosa (Mill.) Duval. *Protoplasma*, **124**: 123—129.

[14] ———— 1986: Ultrastructural studies on plastids of generative and vegetative cells in the family Liliaceae. 6. Patterns of plastid distribution during generative cell formation in Aloe secundiflora and A. jucunda. *Acta Bot. Necrl.*, 35(3): 243—248.

[15] Southworth, D., 1985: Pollen exine substructure. I. Lilium longiforum. *Amer. J. Bot.*, **72**(8): 1274—1283.

[16] Tilton, V. R., 1981: Ovule development in Ornithogalum caudatum (Liliaceae) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. II. Megasporogenesis. *New phytol.*, **88**: 459—476.

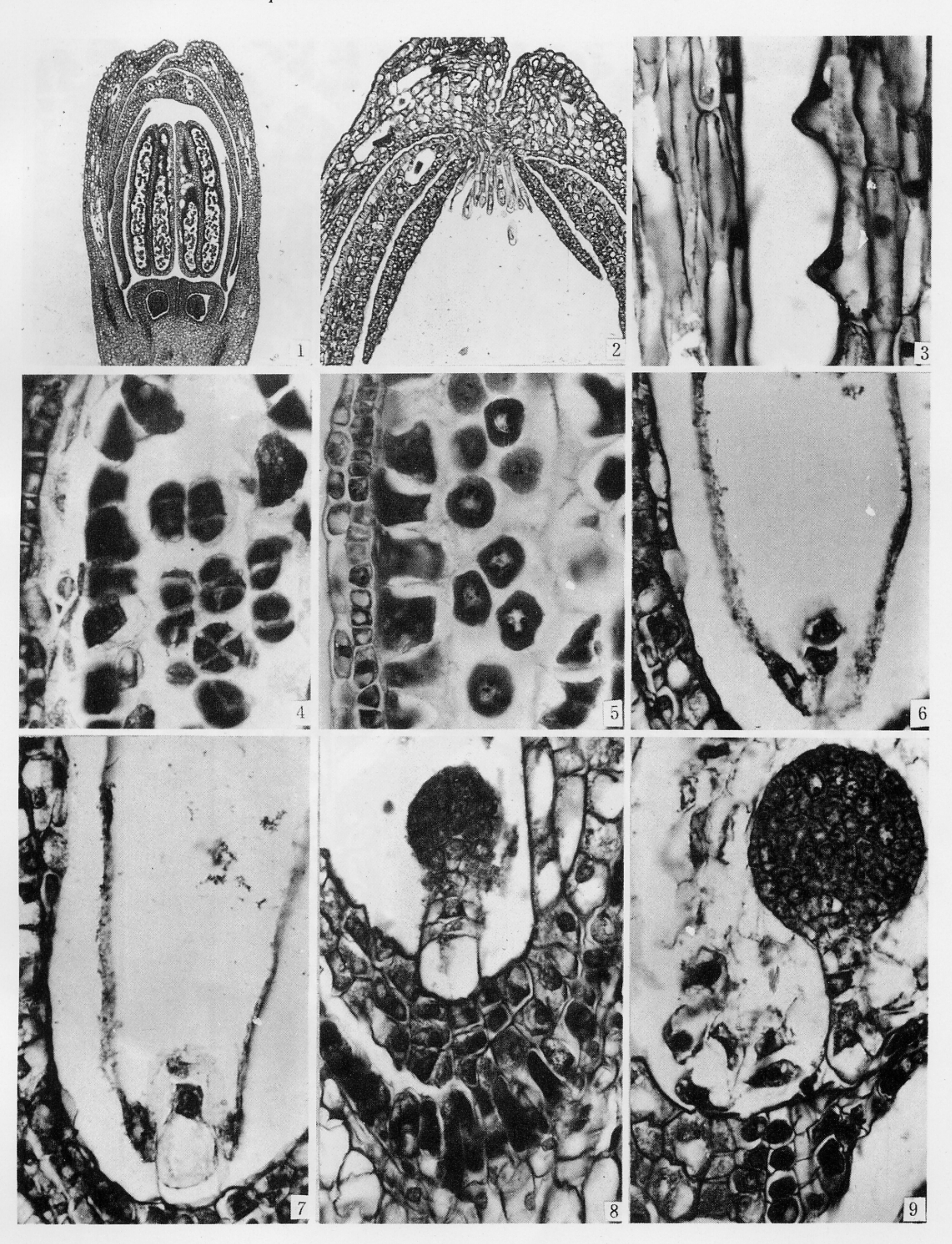
[17] Tilton, V. R. and Lersten. N. R., 1981: Ovule development in Ornithogalum caudatum (Liliaceae) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. III. Nucellus and megagametophyte. *New Phytol.*, 88: 477—504.

[18] Willemse, M. T. M., 1981: Microsporogenesis in vivo and in vitro. Autofluorescence of pollen wall of Lilium and changes in pollen wall of Gasteria and Lilium anther. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, **50**: 103—110.

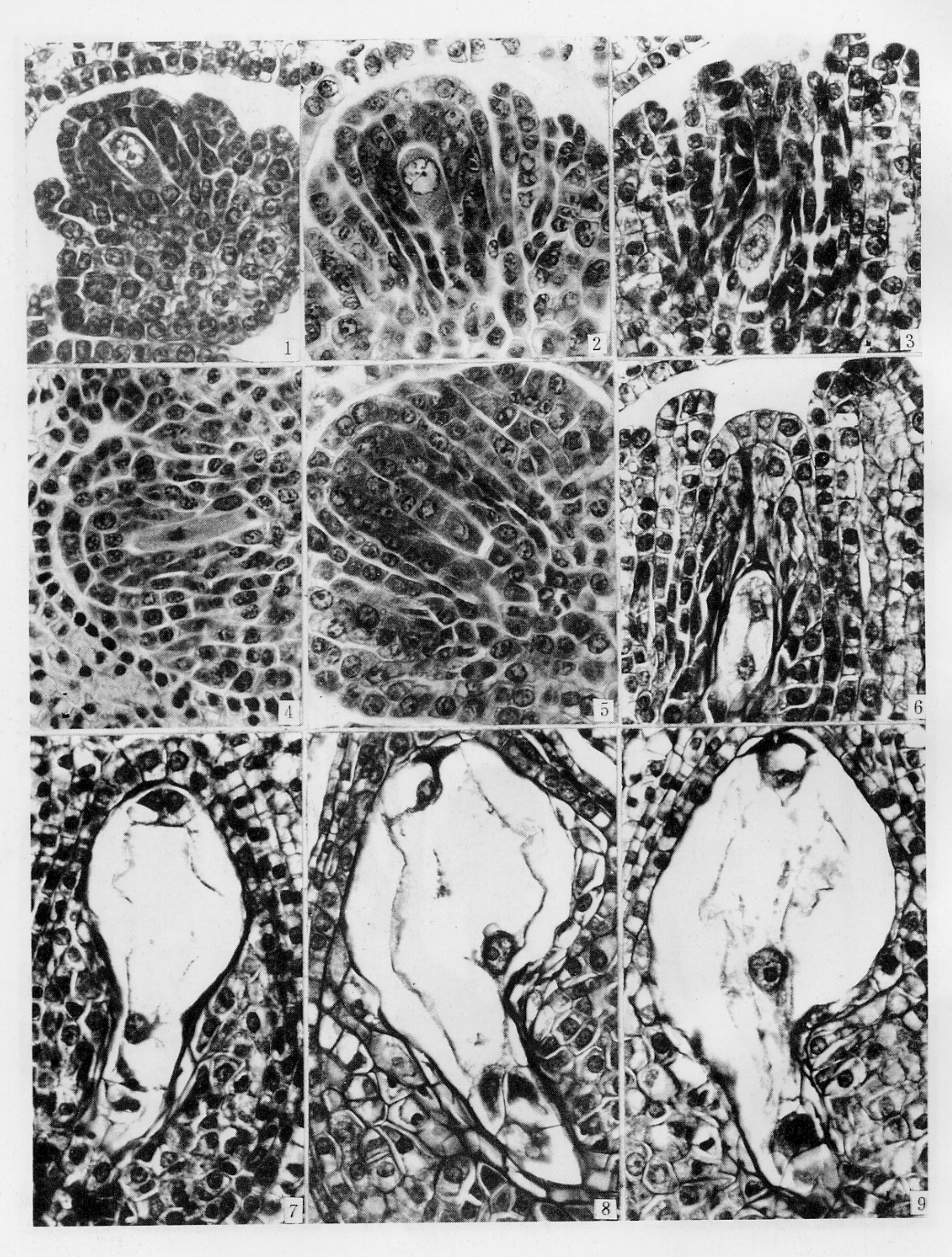
图版说明 Explanation of plates

Plate 1 1—2. The flower and multicellular hairs at the apex of the inner perianth of Anemarrhena ×7, ×18; 3. The verruciform cells of the filament and the inner perianth ×112; 4. The tetrads of microspores ×112; 5. The microspore mother cells and tapetal cells ×112; 6—7. The first division of zygote, forming a small apical cell and a basal cell ×112; 8—9. Young embryos with suspensor ×112.

Plate 2 1—2. Megaspore mother cells ×112; 3. Ovule with two layers of integuments ×112; 4—5. Meiosis I and a line of megaspores ×112; 6. Binucleate embryo sac ×112; 7—9. Mature embryo sac, showing the secondary nucleus, the filiform apparatus and the antipodal haustorium ×112.



see explanations at the end of text



see explanations at the end of text